1967

Rev. Ecol. Biol. Sol, 1967, T. IV, 3, p. 357-383.

Note sur le lithosol calcaire à mor de la station subalpine de la R. C. P. 40

PAR

J. Cl. GILOT

Laboratoire de Biologie Végétale, Faculté des Sciences de Grenoble

et

Y. DOMMERGUES (1)

Centre de Pédologie, C.N.R.S., Nancy

RÉSUMÉ

Le sol de la station subalpine de la R.C.P. 40 de Corrençon est un exemple typique de lithosol calcaire à humus brut. Dans le Vercors (Alpes Externes françaises), ce type de sol est souvent associé avec *le Lycopodio-Mugetum* (forêt de Pin à crochets riche en *Rhododendron ferrugineum*) qui est la formation climacique de la partie moyenne de l'étage subalpin (alt. 1 700 à 1 900 m) en exposition fraîche. Il est constitué par une couche épaisse d'humus brut très acide, posée sur une dalle de calcaire urgonien très dur. L'accumulation considérable de matière organique est due (1) au fait que le calcaire n'influe pratiquement pas sur le sol susjacent en raison de sa compacité, (2) au microclimat particulièrement froid, en été, (3) au fait que la litière de Pin et celle de *Rhododendron* renferment des substances toxiques — dont certaines sont très résistantes à la biodégradation — qui pénètrent dans le sol et ralentissent considérablement l'activité microbienne dans une partie du profil. L'azote des lithosols à humus brut ne peut avoir qu'une origine biologique ; mais on ignore s'il s'agit d'une fixation par des microorganismes libres ou symbiotiques. L'étude pédologique et microbiologique du lithosol de Corrençon est complétée par une brève esquisse phytosociologique et par quelques données microclimatiques.

(1) Remis le 24 février 1967.

"Tous droits de propriété intellectuelle réservés. Reproduction, représentation interdites sans autorisation (code de la propriété intellectuelle)".

1967

INTRODUCTION

Le programme de recherches coopératives sur programme en écologie du sol (R.C.P. 40) qui a été présenté récemment ici-même (DELAMARE et VANNIER, 1966) prévoit, entre autres, l'étude générale des caractéristiques pédologiques et microbiologiques des sols des six stations réparties sur le territoire français. Une première publication a été consacrée aux sols des stations lorraines : rendzine forestière colluviale de Bellefontaine, sol brun lessivé sur *terra fusca* de la Sivrite, podzol humoferrugineux de Taintrux (DOMMERGUES et DUCHAUFOUR, 1966). La présente note a pour but de faire connaître les principales caractéristiques pédologiques et microbiologiques du lithosol calcaire à mor (lithosol à humus brut sur calcaire) de la station alpine de Corrençon ; elle apporte, en outre des informations de nature phytosociologique et microclimatique sur cette station.

La station de Corrençon est située dans l'étage de végétation subalpin, étage qui, dans nos Alpes Externes, est compris entre les altitudes de 1 600 à 2 100 m environ. On admet que les sols acides à humus brut (ou mor) sont caractéristiques de cet étage, ainsi que des forêts résineuses boréales ; certes, de tels sols se rencontrent fréquemment dans les plaines et basses-montagnes, sous climat atlantique, mais ils y résultent de la dégradation des sols à mull ; au contraire, dans l'étage subalpin, ces sols à humus brut correspondent au terme d'une évolution progressive, ils sont climax (DUCHAUFOUR, 1959), et à ce titre, on peut trouver des sols analogues sur roche siliceuse et sur roche calcaire (PALLMANN, 1949 ; DUCHAUFOUR, 1966). Dans ces conditions, il n'est pas surprenant de rencontrer de tels sols dans l'étage subalpin du massif calcaire du Vercors. Il convient cependant de préciser leur localisation optimale et leur nature, et d'étudier leur écologie et leur genèse. Nous faisons part ici de nos premiers résultats d'un travail dans cette voie, en étudiant les sols à humus brut les mieux caractérisés, ceux qui correspondent à la Rhodoraie à Pin à crochets *(Lycopodio-Mugetum)*.

I. ESQUISSE PHYTOSOCIOLOGIQUE

1. Brève description du groupement.

Le sol étudié ici est facile à détecter, puisqu'il correspond à une association classique qui est le *Lycopodio-Mugetum* (MOOR, 1954). Cette association a été bien étudiée par J. L. RICHARD (1961) dans le Jura, puis, en Chartreuse, par BARTOLI (1962) à qui nous devons sa présentation. Une description plus détaillée pour le Vercors sera publiée prochainement, disons seulement qu'il s'agit d'une végétation forestière acidiphile, présentant, en sous-bois de Pin à crochets *(Pinus montana,* ssp. *uncinata)* une nette dominance d'espèces connues comme caractéristiques d'humus de type mor, dont *Rhododendron ferrugineum*, mais aussi *Vaccinium myrtillus, Vaccinium uliginosum, Vaccinum vitis - idaea, Empetrum hermaphroditum, Peltigera aphtosa*, etc... ; cet ensemble est disposé sur un coussin d'humus brut posé sur la dalle de calcaire urgonien entaillé de lapiaz ; ce groupement se présente toujours en « mosaïque », formant des « îlots » entourés de pelouses calciphiles à mull-moder calcique et de mégaphorbiaies à mull.

En résumé, ce groupement végétal, qui est le *Lycopodio-Mugetum* typique de J. L. RICHARD, se définit tout simplement comme forêt de Pin à crochets dont la sous-strate est formée d'une lande acidiphile à *Rhododendron ferrugineum.* Nous l'appellerons ici, Rhodoraie à Pin à crochets.

"Tous droits de propriété intellectuelle réservés. Reproduction, représentation interdites sans autorisation (code de la propriété intellectuelle)".

Photo 1. — Aspect de la forêt de Pin à crochets sur les lapiaz de calcaire urgonien au voisinage de la station R.C.P. 40 de Corrençon. La zone boisée correspond au *Lycopodio-Mugetum* et cache un lithosol à humus brut.

(Photo Gilot.)

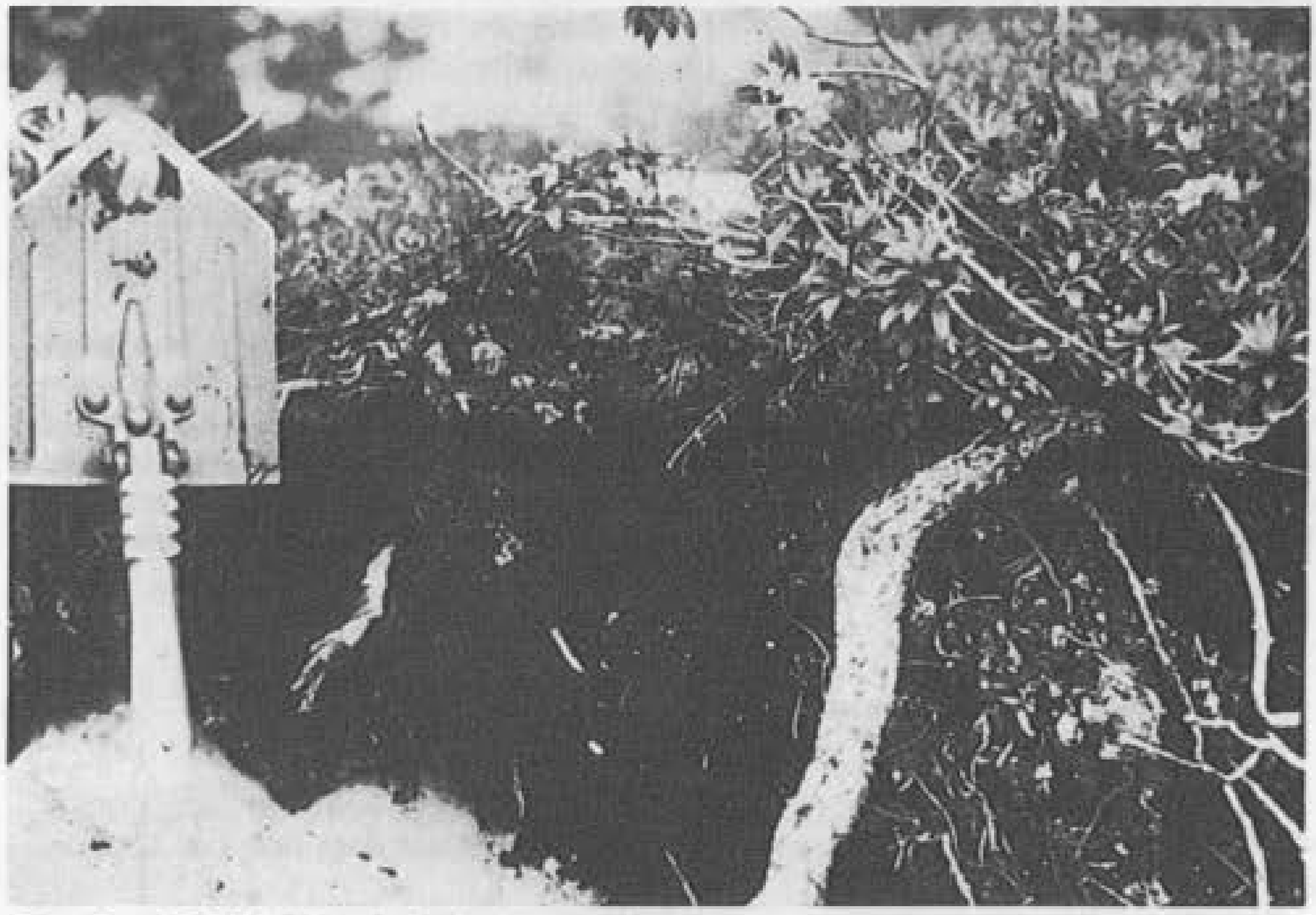

Photo 2. — Profil du lithosol calcaire à humus brut (mor) constitué essentiellement par une couche plus ou moins épaisse d'humus brut qui apparaît, sur la photo, sous forme d'une bande noire sous la touffe de Rhododendron. L'humus brut repose sur la dalle de calcaire urgonien (masse blanche à la partie inférieure du cliché).

(Photo Duchaufour.)

"Tous droits de propriété intellectuelle réservés. Reproduction, représentation interdites sans autorisation (code de la propriété intellectuelle)".

2. Répartition.

La Rhodoraie à Pins à crochets *(Lycopodio-Mugetum)* correspond, en Vercors, comme en Chartreuse, au climax des expositions fraîches du subalpin moyen (entre 1 750 m et 1 900 m), sur calcaire compact.

D'une façon générale, cette association paraît essentiellement liée aux chaînes péri-alpines du nord-ouest (Vercors, Chartreuse, Bauges, L. RICHARD, 1966, Jura). La Rhodoraie à Pin à crochets est l'homologue du *Rhodoreto-Vaccinietum cembretosum* (= *Rhododendro-Pinetum cembrae*) que l'on trouve sur substrat siliceux ; mais cette dernière association est liée, dans nos Alpes Occidentales, aux Alpes Internes, et supporte un climat plus sec ; elle arrive jusque dans le Briançonnais, qui constitue la zone la plus sèche des Alpes Françaises (CADEL et GILOT, 1963). Au Parc National Suisse (BRAUN-BLANQUET, PALLMANN et BACH, 1954) caractérisé par ses fortes pluies estivales, le *Rhodoreto-Vaccinietum cembretosum* arrive à se développer sur calcaire dolomitique du Trias, c'est alors un groupement très voisin du nôtre. Un autre groupement est, toujours dans le Parc National Suisse, le *Rhodoreto-Vaccinietum mugetosum* ; il s'agit d'un fourré de *Pinus montana* ssp. *mugo*, riche en *Rhododendron* se trouvant sur calcaire dolomitique au sommet du subalpin ; il semble que ce soit le même groupement que décrit ZÖTTL (1965) à la base du subalpin des Préalpes de Bavière. Dans ces deux subassociations, le calcaire, plus ou moins dolomitique, est surmonté par une épaisse couche d'humus brut, comme dans la Rhodoraie à Pin à crochets.

On peut donc conclure que le *Lycopodio-Mugetum*, et les groupements voisins, par la physionomie et le sol, sont largement répandus dans les ubacs de l'étage subalpin, mais essentiellement dans les régions où le climat est suffisamment humide, ou présente une pluviosité estivale particulièrement élevée.

II. LES DONNÉES PÉDOLOGIQUES

Nous avons étudié les *lithosols calcaires à mor* d'une part à la station R.C.P. 40 de Corrençon sous *Lycopodio-Mugetum* (profils 43 I et 12), d'autre part, en deux autres emplacements, mais sous une association végétale différente : *Asplenio-Piceetum* (profils 80 et 13). Enfin, nous avons jugé intéressant de donner, à titre de comparaison, des résultats sommaires d'analyses d'un podzol ferrugineux subalpin sous *Rhododendro-Pinetum cembrae.*

1. Etude descriptive.

a) *Lithosols calcaires à mor sous Lycopodio-Mugetum.*

α) *Profil 43 I.*

Localisation : Station R.C.P. 40 de Corrençon, exp. NNW, pente 20°, alt. 1 860 m, sous Rhodoraie à Pin à crochets, prélèvement plutôt en bas d'un îlot. Les horizons présentent la succession suivante de haut en bas :

A_{00} ; 2 cm d'épaisseur, litière formée de feuilles de Rhododendron et de Pin à crochets ; brun foncé.

"Tous droits de propriété intellectuelle réservés. Reproduction, représentation interdites sans autorisation (code de la propriété intellectuelle)".

A_0F ; 5-6 cm d'épaisseur, mor fibreux ; 3/5 d'éléments végétaux assez reconnaissables au binoculaire, structure spongieuse ; grande quantité de filaments mycéliens ; brun foncé.

A_0H_1 ; 17-20 cm d'épaisseur ; 4/5 de l'humus formés de débris végétaux non reconnaissables ; plus compact ; la plupart des racines ; présence de coquilles d'escargot. Brun rouge foncé.

A_0H_2 ; 15-18 cm d'épaisseur ; plus sombre, brun rouge (très foncé) ; un peu plus compact, des racines, pas de cailloux, en contact avec la dalle calcaire.

A_1 ; dans les fentes de la dalle de calcaire urgonien ; très gros grumeaux noirs rougeâtres, anguleux, extrêmement durs à sec, pratiquement pas de racines ; mélangé avec des blocs de calcaire corrodé.

β) *Profil 12* ; à l'W de la cote 2.000 (bois du Villard) ; sous Rhodoraie à Pin à crochets ; exp. NW, pente 18°, alt. 1850 m ; au N et en bas d'un « ilot ».

A_{00}, 2 cm ; A_0F, 5 cm ; A_0H_1, 10-15 cm ; A_0H_2, 1-2 cm plus foncé au contact de la dalle calcaire avec de très nombreuses racines, non prélevé.

γ) *Les variations morphologiques* autour de ce type portent sur l'épaisseur de chaque horizon ; l'horizon A_0F peut être plus développé, l'horizon A_0H est au contraire souvent plus réduit ; il existe, parfois, un espace vide entre A_0H et la dalle calcaire. L'horizon A_1 manque très souvent, ou passe inaperçu au cœur même de la roche-mère, qu'il faut casser au marteau pour l'atteindre ; sur lapiaz, il est rarement mieux développé, mais beaucoup plus sur éboulis à gros blocs (cas non étudié ici).

L'épaisseur de l'ensemble du profil varie de 10-15 cm à 80 cm-1 m ; elle est maxima sous les arbres.

b) *Lithosols calcaires à mor sous Asplenio-Piceetum.*

α) *Profil 80,* au-dessus de Corrençon sous *Asplenio-Piceetum,* prélèvement assez près des Rhododendrons, mais au-dessus ; exp. N, pente 51°, alt. 1 670 m ; A_{00}, 5 cm, aiguilles d'Epicéa et mousses ; A_0F, 10 cm ; A_0H, 12 cm reposant directement sur la dalle calcaire ; les fentes du calcaire ne sont pas remplies d'humus, mais libres à la circulation de l'air (absence d'horizon A_1).

β) *Profil 13.* Forêt de Génieux (feuille de Grenoble) ; sous *Asplenio-Piceetum* ; pente 5°, exp. E, alt. 1 520 m ; profil creusé sous *Rhytidiadelphus loreus* et Myrtilles, entre un Epicéa et une bosse causée par une souche pourrie verticale.

$A_{00} + A_0F$, 2-3 cm ; A_0H_1, 20-30 cm ; A_0H_2, formé de glomérules arrondis de 3-4 cm de diamètre, brun rouge très foncé, suspendus aux racines au-dessus d'une zone entièrement creuse sur plusieurs mètres carrés et 20 à 30 cm d'épaisseur ; A_1, mêmes éléments, mais tombés au contact de l'horizon A_1C, formés de gros grumeaux (3-4 mm) souvent anguleux, très durs à l'état sec ; A_1C, reposant sur le calcaire, encore de nombreuses racines à mycorhizes très apparentes, des fragments de charbon de bois.

2. Etude analytique.

Un tel type de sol, où l'humus brut est directement posé sur la roche-mère, a été appelé lithosol à humus brut, par J. L. Richard ; nous allons voir comment l'étude analytique de divers profils va confirmer cette nomenclature.

a) *Méthodes d'analyse.*

Le pH a été déterminé à partir d'échantillons séchés à l'air, sur pâte de sol ; le carbone total, par la méthode Anne, en employant le bichromate sous forme

"Tous droits de propriété intellectuelle réservés. Reproduction, représentation interdites sans autorisation (code de la propriété intellectuelle)".

solide ; la matière minérale totale, par incinération au four à moufle, méthode assez valable pour ces sols très organiques ; l'azote total, par la méthode Kjehldal, après minéralisation à l'acide sulfurique et catalyseur au sélénium ; le complexe absorbant par spectrophotométrie de flamme (appareil Eppendorf), après percolation à l'acétate d'ammonium à pH7.

L'humidité à une pression d'une atmosphère (pF3) a été évaluée à l'extracteur à basse pression, soit à partir d'échantillons secs tamisés à 2 mm, soit à partir d'échantillons frais non tamisés.

b) *Carbone, azote, matière minérale totale.*

Les profils examinés montrent une diminution du taux de carbone avec la profondeur. Ceci a pu être vérifié par l'évaluation de la quantité totale de matière minérale, par incinération au four à moufle ; de façon générale, la proportion de matière minérale augmente très nettement de la litière (horizon A_{00}) (2-6 %, moyenne 3,3 %) à l'hoziron A_0F (3-10 %, moyenne 6,6 %), puis plus lentement en A_0H, enfin de nouveau rapidement avec l'horizon A_1 en contact avec la roche-mère, mais ne dépasse pas 35 %. Une teneur en carbone brusquement plus forte au milieu d'un profil dénote une hétérogénéité, généralement une souche en voie de décomposition incorporée dans l'humus.

La quantité d'azote est assez forte 1,50 % à 2,20 %, d'où un rapport C/N qui reste très souvent légèrement supérieur à 20 ; celui-ci ne diminue pratiquement pas de A_0H à A_1, ce qui semble dû à un lessivage de l'azote à ce niveau (voir plus loin).

c) *pH, complexe absorbant.*

Le pH et le taux de saturation ont dans ces profils une évolution très parallèle ; ils commencent par diminuer de haut en bas pour atteindre une valeur minima, à un certain niveau du profil (variable suivant son épaisseur) pour réaugmenter plus bas et atteindre la saturation avec un pH autour de 7. Le taux de saturation est compris entre 13 et 24 (généralement autour de 20) dans les couches supérieures, ce qui serait élevé pour un mor atlantique, mais assez comparable au taux de saturation d'un mor de podzol d'altitude décrit par DUCHAUFOUR (1957) et d'un podzol subalpin que nous avons analysé à titre de comparaison (tableau I).

L'horizon A_1, privé de calcaire total dans la terre fine, joue le rôle d'horizon d'accumulation pour le calcium mais aussi pour le magnésium et le manganèse.

d) *Humification.*

Nous avons effectué sur le profil 43, l'analyse de l'humus après extraction au pyrophosphate de sodium (DUCHAUFOUR, 1965) et dosage au permanganate. Quoiqu'elle ne convienne pas bien aux humus bruts (JACQUIN et DUCHAUFOUR, 1963), cette méthode a cependant permis d'effectuer des comparaisons intéressantes entre les horizons des profils. Les résultats qui sont consignés dans le tableau II montrent un très faible taux d'humification dans l'humus brut (bien que celui-ci soit artificiellement augmenté par la méthode) et une augmentation, avec la profondeur, de ce taux, qui atteint 45 % en A_1. Ces variations du taux d'humification montrent un certain parallélisme avec les variations de la teneur totale en cendres.

e) *Propriétés physiques.*

Elles sont en liaison avec la nature organique du sol. *La densité apparente* est particulièrement faible : 0,13, entre 0 et 5 cm (moyenne de 20 mesures) ; 0,14, entre 5 et 10 cm ; elle s'élève encore un peu plus bas par tassement et augmentation de la teneur en matière minérale. L'horizon A_1 n'a pu faire l'objet de mesure, à cause de son mélange avec le rocher ; sa densité réelle est plus forte ; mais il est extrêmement aéré entre les grumeaux.

"Tous droits de propriété intellectuelle réservés. Reproduction, représentation interdites sans autorisation (code de la propriété intellectuelle)".

TABLEAU I

Analyse de deux profils sous *Lycopodio-Mugetum* (n° 12 et 43 I) et à titre comparatif, de deux profils du même type de sol sous *Asplenio-Piceetum* avec Rhododendron (n° 80 et 13) et d'un profil de podzol ferrugineux subalpin sous *Rhododendro-Pinetum cembrae* au bois des Ayes (Briançonnais) (n° Br. 47).

	pH	CO_3Ca total	C org. %	N org. %	C/N	Ca m. éq./ 100 g t.s.	K	Mg	Mn	S	T	S/T %	Humidité à pF 3
12 γ A_{00}		0	51,0	1,16	44								
A_0 F	4,1	0	48,5	1,58	31	34	2,00	0,57	traces	37	186	20	146
A_0 H	4,3	0	46,7	1,75	27	45	1,20	0,45	traces	47	194	24	140
43 I A_{00}		0	52,2	1,23	42								132
A_0 F	4,2	0	47,7	1,58	30	39	1,72	1,81	0,53	43	195	22	175
A_0 H_1	4,0	0	47,2	1,69	28	43	1,19	0,91	traces	50	196	22	146
A_0 H_2	4,0	0	46,2	1,64	28	40	0,72	1,51	traces	42	209	20	134
A_1	6,8	0	32,5	1,50	22	187	0,25	1,49	0,87	189	277	68	115
80 A_0 F	3,8	0	48,2	1,68	28	49,1	0,95	0,40	traces	51	325	16	172
A_0 H	3,8	0	45,5	2,03	22	56,0	0,79	0,33	traces	57	318	18	149
13 A_0 LF		0	50,2	1,77	34	33,2	2,90	0,59	traces	37	170	22	150
A_0 H_1	4,4	0	46,3	2,17	21	36,9	2,38	0,70	traces	40	285	14	128
A_0 H_2	3,9	0	40,8	2,00	20	31,7	0,89	0,04	traces	33	250	13	78
A_1	4,7	0	37,1	1,89	19	62,7	0,50	0,17	0,04	63	218	29	
A_1 C	6,3	0	36,0	1,57	23	204,0	0,36	1,15	1,58	206	370	56	119
Br 47 A_0	4,3	0	38,9	1,49	26	18,0	1,30	0,48	1,76	21,5	94	23	
A_2	4,2	0	0,5	0,05	10	1,1	0,01	traces	traces	1,2	8	15	
B	4,9	0	0,6	0,06	10	1,5	0,02	traces	traces	1,6	10,6	15	

L'humidité à pF3, très variable suivant que l'on effectue la mesure sur échantillon desséché (tableau I) ou sur échantillon frais, est toujours extrêmement forte. Sur échantillon frais, elle atteint 216 % entre 0-5 cm (moyenne de 30 mesures) ; 205 % entre 5 et 10 cm ; 180 % à 20 cm ; 176 % à 30 cm ; 159 % à 40 cm. Elle diminue donc nettement avec la profondeur en corrélation avec la diminution de la teneur en matière organique. L'exceptionnelle capacité de rétention qui en découle permet au sol, véritable éponge, d'accumuler d'importantes réserves d'eau sans être saturé.

TABLEAU II

Analyse des composés humiques d'un profil de lithosol à humus brut (43 I).

Horizon	A F_1 ‰	A F_2 ‰	A Fт ‰	A H_1 ‰	A H_2 ‰	A Hт ‰	S ‰	S/Mat. org.	A F/ A H	C %	Mat. min. %	Ca m. éq./ 100 g
A_0 F	24	12	37	19	14	33	70	7,3	2,1	48	5,0	39
A_0 H_1	32	19	51	23	19	42	93	10,0	1,2	47	7,0	43
A_0 H_2	21	19	41	39	26	65	106	10,5	0,6	46	8,5	40
A_1	79	54	133	84	81	165	298	45	0,8	32	35	187

"Tous droits de propriété intellectuelle réservés. Reproduction, représentation interdites sans autorisation (code de la propriété intellectuelle)".

En résumé, le sol des Rhodoraies à Pin à crochets, tel qu'il se présente le plus souvent en Vercors sur dalle de calcaire urgonien *, mérite particulièrement bien le nom de lithosol à humus brut (mor) puisqu'il est presque exclusivement constitué par un *horizon* A_0, horizon organique plus ou moins épais, qui repose sur le calcaire urgonien parfois directement, souvent par l'intermédiaire d'un *horizon* A_1 peu épais mais bien caractéristique, dont les propriétés particulières résultent du contact avec le substrat calcaire. L'humus brut qui constitue l'horizon A_0 ne présente pas un taux de saturation assez élevé pour qu'on puisse le ranger dans la catégorie des mors calciques ; il est cependant assez riche pour qu'on le classe avec les mors actifs.

TABLEAU III

Caractéristiques chimiques concernant le pH, le carbone et l'azote des échantillons de sols qui ont fait l'objet de l'analyse biologique détaillée présentée aux tableaux IV et V.

TYPE DE SOL	PROFIL	N°	PROFOND. EN CM	pH	C %	N %	C/N	N NO_3 p.p.m.	N NH_4^+ p.p.m.
Lithosol à mor ..	Premier profil (profil peu épais)	10	0-8	4,4	54,01	2,08	26,0	0,3	35,3
		11	8-13	4,7	47,06	1,85	25,5	0,3	33,7
		12	20-25	7,8	35,91	1,60	22,5	6,2	22,5
	Deuxième profil (profil épais)	20	0-8	4,1	53,74	1,61	33,5	0,3	32,7
		21	30-35	4,1	54,34	1,57	34,5	0,7	17,3
		22	55-70	6,1	42,71	1,49	28,5	0,5	8,0
Rendzine brunifiée.	Horizons de surface	30	0-8	7,1	20,13	0,81	25,0	0,2	3,8
		40	0-8	7,0	19,18	0,93	20,5	6,5	5,0

Ce lithosol calcaire à humus brut constitue un remarquable sol analogue, sur calcaire, des podzols subalpins se trouvant sur substrat siliceux.

III. CARACTÉRISTIQUES MICROBIOLOGIQUES DES LITHOSOLS A HUMUS BRUT

L'étude de la microbiologie des lithosols à humus brut a été conduite dans une des sous-stations de la R.C.P. 40 de Corrençon, au lieu dit Combauvieux, à une altitude de 1 780 m.

L'épaisseur des profils des lithosols à humus brut varie considérablement dans une même station et il nous a paru intéressant d'étudier à la fois un profil peu épais (25 cm) sous *Rhododendron*, et un profil profond (80 cm) sous un pied de Pin à crochets dominant une formation fermée de Rhododendrons. Parallèlement, nous avons examiné l'horizon supérieur d'une rendzine

* Notons que cette association peut se développer aussi sur éboulis de gros blocs, engendrant alors des sols plus calciques qui présentent une superposition de deux types d'humus : mull-moder calcique à la base surmonté par un mor calcique (ou Tangel humus) ; de tels types de sols pouvant être appelés *sols humiques carbonatés à mor calcique* ont été décrits dans les travaux de J. L. RICHARD, BARTOLI et de ZÖTTL ; ces sols existent dans le Vercors, sans être très fréquents.

"Tous droits de propriété intellectuelle réservés. Reproduction, représentation interdites sans autorisation (code de la propriété intellectuelle)".

brunifiée à mull sous Hêtraie-Sapinière avec Epicéa, afin de comparer les caractéristiques biologiques de l'horizon de surface (mor) du lithosol à humus brut, avec l'horizon de surface de cette rendzine brunifiée (mull), prélevé à la même époque dans une station voisine, mais à une altitude inférieure (1 350 m) et sous une végétation différente.

1. Méthodes de prélèvement et d'analyse.

Les échantillons de sol ont été prélevés le 30 août 1966 aussi stérilement que possible dans les 3 horizons suivants des deux lithosols à humus brut :

1) horizon de surface (0-8 cm) ;

2) horizon de transition à mi-distance entre l'horizon de surface et le substratum géologique ;

3) horizon de contact avec le substratum calcaire urgonien (5 ou 15 cm inférieurs du profil).

Dans le cas de la rendzine brunifiée, étudiée simplement à titre de référence, les prélèvements ont été effectués uniquement dans l'horizon supérieur (0-8 cm).

Les échantillons ont été conservés en bocaux de verre et maintenus à la température de 4° C jusqu'à l'analyse qui a été faite 7 jours après les prélèvements.

En dehors des méthodes de numération, nous avons fait appel à des méthodes enzymatiques et respirométriques qui nous ont permis d'apporter des indications intéressantes sur l'évolution de la matière organique. Les analyses de carbone et d'azote total ont été conduites suivant les méthodes classiques. L'azote ammoniacal a été dosé par distillation sous vide (Mouraret, 1965) et l'azote nitrique par la méthode colorimétrique à l'acide nitrophénoldisulfonique (Jackson, 1960).

a) *Techniques de numération.*

— *Numération de la microflore totale* sur milieu liquide à l'extrait de terre suivant Pochon et Tardieux (1962), lecture au 7e jour.

— *Numération des bactéries dégradant les complexes organo-ferriques,* suivant Harder (Dommergues, 1965), lecture au 14e jour.

— *Numération des bactéries ammonifiantes* suivant Meiklejohn (1965), lecture au 7e jour.

— *Numération des Clostridium fixateurs d'azote* sur milieu glucosé de Pochon et Tardieux (1962) enrichi en extrait de levure à la dose de 2 ‰, lecture au 7e jour.

— *Numération des bactéries nitreuses* suivant Meiklejohn (1953 et 1962), lecture au 21e jour.

Il faut se montrer très prudent dans l'interprétation des numérations microbiennes dans le sol et en particulier éviter de comparer les densités de micropopulations de sols appartenant à des types pédologiques différents. Par contre, *si l'on reste dans le cadre d'un même type pédologique bien défini,* les numérations peuvent apporter des indications précieuses sur l'activité potentielle et parfois actuelle de la microflore : on peut ainsi admettre que l'intensité de la nitrification, de l'ammonification, ou de la dégradation des complexes organo-ferriques est *grosso modo* fonction de la densité des bactéries nitrifiantes, ammonifiantes et dégradant les complexes organo-métalliques. Quant aux *Clostridium* fixateurs d'azote, nous estimons avec divers auteurs dont Knowles (1965) que leur rôle en tant qu'agents fixateurs d'azote moléculaire dans le sol est important ; c'est pourquoi l'on peut considérer que la densité de ces microorganismes indique, dans une certaine mesure, l'aptitude potentielle du sol à fixer l'azote moléculaire.

"Tous droits de propriété intellectuelle réservés. Reproduction, représentation interdites sans autorisation (code de la propriété intellectuelle)".

b) *Méthodes enzymatiques.*

— le dosage de la *saccharase* a été effectué suivant la méthode de HOFMANN et SEEGERER (1951).

— le dosage de l'*amylase* a été effectué suivant la méthode de ROSS (1965) qui n'est autre que la méthode précédente où le substrat saccharase est remplacé par le substrat amidon.

— *l'activité déshydrogénasique* a été déterminée conformément à la méthode de CASIDA et *al.* (1964).

L'interprétation des résultats des méthodes enzymatiques, bien que délicate, fait actuellement des progrès sensibles.

La teneur du sol en *saccharase* semble fonction essentiellement de sa teneur en matière organique fraîche, car la saccharase du sol est, pour une bonne part, d'origine végétale (BAUZON et DOMMERGUES, 1967). *L'amylase* est aussi, dans une certaine mesure, liée à la matière organique fraîche ; mais, comme il n'y a pas toujours parallélisme entre les teneurs en amylase et saccharase dans les sols (ROSS, 1966), on peut penser que ces deux enzymes correspondent à des fractions différentes de la matière organique fraîche.

Le test de l'activité déshydrogénasique constitue un moyen remarquable de préciser le niveau de l'activité biologique globale du sol (STEVENSON, 1959 ; LENHARD, 1962 ; SCHAEFER, 1963 ; KOZLOV et MIKHAILOVA, 1965 ; BAUZON et DOMMERGUES, 1967).

c) *Techniques respirométriques.*

Le dégagement de gaz carbonique des échantillons de sol au cours d'une incubation de 7 jours à 28° C a été mesuré au laboratoire suivant la technique simple décrite antérieurement (DOMMERGUES, 1960). Ce dégagement de gaz carbonique est proportionnel à la teneur du sol en carbone facilement métabolisable.

Par coefficient de minéralisation du carbone, nous désignons le rapport :

$$\frac{\text{Carbone du gaz carbonique dégagé}}{\text{Carbone total du sol}} \times 100 \text{ ou en abrégé : } \frac{C\text{-}CO_2}{C}$$

Un coefficient de minéralisation égal ou supérieur à 2,0 indique une minéralisation active de la matière organique dans le sol ; un rapport compris entre 1,0 et 2,0 indique une minéralisation moyennement active ; un rapport inférieur à 1,0 correspond à une minéralisation ralentie. Un rapport de l'ordre de 0,5 ou inférieur à cette valeur est le signe d'une stabilisation biologique très nette de la matière organique dans le sol telle qu'on l'observe en particulier dans les humus bruts (mor).

d) *Expression des résultats.*

Les résultats des analyses biologiques ont été exprimés non seulement par rapport au poids du sol sec à l'étuve mais aussi par rapport au carbone total du sol ; cette dernière façon de procéder permet de comparer plus facilement des échantillons caractérisés par des teneurs différentes en carbone total.

2. Résultats analytiques.

a) *Caractéristiques chimiques succinctes.*

Sur le tableau III, figurent les résultats des analyses chimiques succinctes (pH, C, N total, N minéral) concernant les échantillons de sol qui ont fait l'objet d'une analyse biologique détaillée.

"Tous droits de propriété intellectuelle réservés. Reproduction, représentation interdites sans autorisation (code de la propriété intellectuelle)".

b) *Densités microbiennes* (tableau IV).

1) *Distribution verticale des microorganismes dans les lithosols à mor.*

Ce type pédologique est caractérisé par une distribution verticale bien particulière (déjà notée au cours d'études préliminaires) qui consiste en une remontée remarquable des densités microbiennes dans l'horizon profond (A_1) alors que dans la plupart des sols, la distribution verticale est caractérisée par une diminution rapide avec la profondeur. Cette distribution — que nous qualifions de *concave*, en raison de la forme du diagramme représentatif (fig. 1) — est très nette pour la plupart des groupes physiologiques de microorganismes considérés. L'activité biologique dans l'horizon profond est, en général, plus élevée que dans l'horizon intermédiaire : c'est par exemple le cas de la microflore ammonifiante dont la densité passe de 2,5 millions/g de sol en surface à 2,1 millions à 30-35 cm profondeur puis remonte à 4 millions à 70 cm de profondeur (cas du 2e profil).

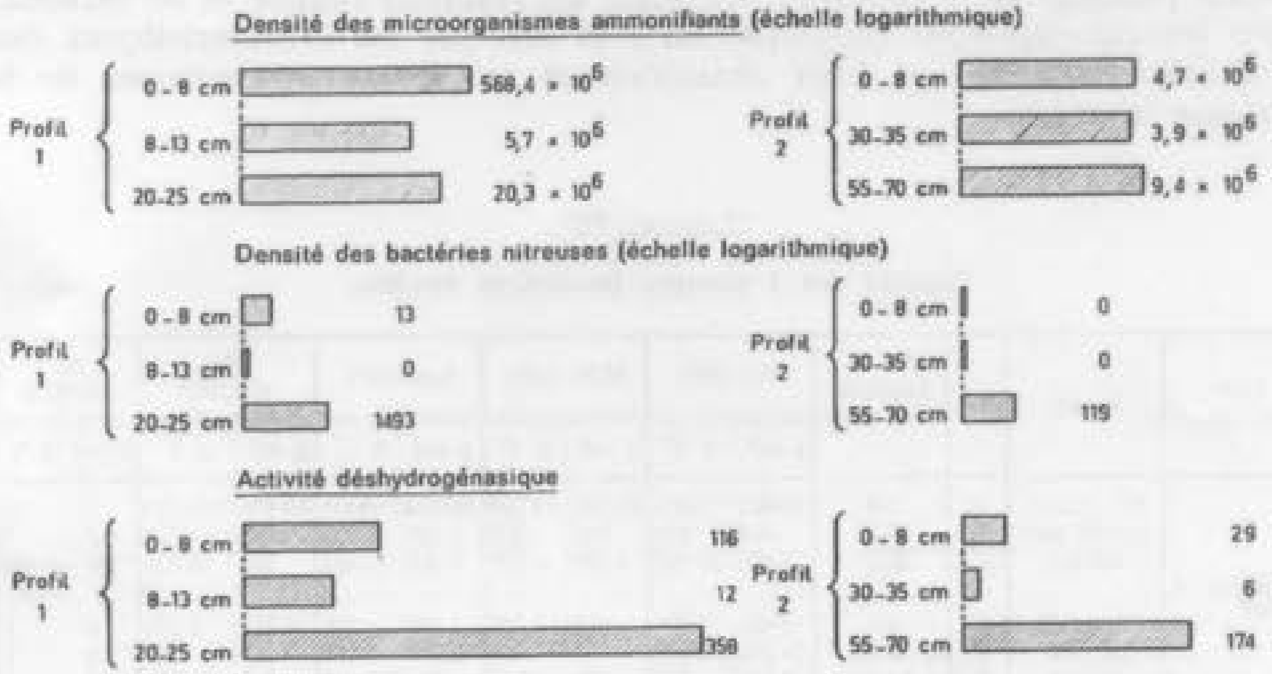

FIG. 1. — Profils de l'activité biologique dans deux lithosols à mor, l'un ayant un profil peu épais (profil 1) et l'autre un profil épais (profil 2). Les résultats sont exprimés par rapport au carbone et non par rapport au poids du sol. La stimulation en profondeur est très nette dans le cas des bactéries nitreuses et de l'activité deshydrogénasique. Dans le profil épais (profil 2), l'activité biologique est réduite par rapport au profil peu épais (profil 1).

L'activité biologique dans l'horizon profond (A_1) peut même être plus élevée que dans l'ensemble des horizons situés au-dessus. Ainsi, dans le premier profil, l'activité nitrifiante (mesurée par la densité des microorganismes nitrificateurs et la teneur d'azote nitrique *in situ*) est pratiquement nulle en surface (teneur en azote nitrique de 0,3 ppm. et densité des nitrificateurs de 7 unités/g de sol), et s'élève considérablement en profondeur (teneur en azote nitrique de 6,2 ppm. et densité des microorganismes nitrificateurs de 536 unités/g de sol). Il en est de même pour l'activité déshydrogénasique qui passe de 63 unités/g de sol en surface à 129 unités en profondeur. On notera, par contre, que les taux de saccharase d'amylase et le coefficient de numération baissent rapidement avec la profondeur.

"Tous droits de propriété intellectuelle réservés. Reproduction, représentation interdites sans autorisation (code de la propriété intellectuelle)"

2) *Comparaison du profil peu épais (premier profil) et du profil épais (deuxième profil).*

Le profil épais prélevé sous *Rhododendron* est caractérisé par des densités microbiennes beaucoup plus élevées que le profil épais prélevé sous un pied de *Pin à crochets* dominant une formation à *Rhododendron.* Ainsi l'horizon supérieur du premier sol comporte 307 millions de microorganismes ammonificateurs contre 2,5 millions dans le 2e sol, 739 000 *Clostridium* contre 4 300 ; ces différences se manifestent aussi en profondeur où le premier sol renferme plus de 500 germes nitreux/g tandis que le second en renferme dix fois moins.

c) *Caractéristiques enzymatiques* (tableau V).

Les résultats de tests enzymatiques dans les sols permettent d'établir des comparaisons non seulement entre des sols appartenant à un même type pédologique mais aussi, bien souvent, entre des sols éloignés dans la classification pédologique à condition d'utiliser les résultats rapportés au carbone. Aussi les comparaisons porteront ici à la fois sur les caractéristiques des deux lithosols à humus brut considérés et sur les caractéristiques de la rendzine brunifiée.

TABLEAU IV

Densité des 5 groupes bactériens étudiés.

Type de sol.	Profil	N°	Profond. en cm	MT (10^3)		M.Fe (10^3)		Am. (10^3)		Clos. (unités)		Nx (unités)	
				g sol	g C	g sol	g C	g sol	g C	g sol	g C	g sol	g C
Lithosol à mor	1er profil (profil peu épais)	10	0-8	423000	783000	22 240	41 200	307000	568400	739100	5071470	7	13
		11	8-13	400	850	110	200	2 700	5 700	100	212	0	0
		12	20-25	7 000	19 500	1 700	4 700	7 300	20 300	362	14 930	536	1 493
	2e profil (profil épais)	20	0-8	2 400	4 500	650	1 200	2 500	4 700	4 308	8 020	0	0
		21	30-35	56 200	103400	30	50	2 100	3 900	27	50	0	0
		22	55-70	2 100	4 900	780	1 800	4 000	9 400	135	320	51	119
Rendzine brunifiée.	Horizons de surface	30	0-8	13 600	67 600	1 360	6 800	40 700	202200	542900	2697070	4	19
		40	0-8	24 600	128300	6 150	32 100	27 700	144400	143400	747800	51	267

N. B. — Les résultats sont exprimés en unités ou en milliers de microorganismes par gramme de sol sec ou par g de carbone du sol (MT = microflore totale ; M.Fe = microflore dégradant les complexes organo-ferriques ; Am = microflore ammonifiante ; Clos = Clostridium fixateurs d'azote moléculaire ; Nx = bactéries nitreuses).

1) *Distribution verticale des enzymes dans les lithosols à mor.*

Dans les deux profils, la teneur en saccharase décroît considérablement de la surface en profondeur ; la teneur en amylase présente une décroissance beaucoup moins importante. On n'observe donc pas, pour ces deux enzymes, la distribution concave caractéristique observée pour les densités microbiennes. Par contre, cette distribution concave se retourne nettement pour l'activité déshydrogénasique.

"Tous droits de propriété intellectuelle réservés. Reproduction, représentation interdites sans autorisation (code de la propriété intellectuelle)".

2) *Comparaison du profil peu épais et du profil épais.*

A l'exception de la teneur en saccharase dans l'horizon supérieur, les teneurs en saccharase et amylase sont sensiblement les mêmes dans les horizons homologues des deux profils. Par contre, l'activité déshydrogénasique est très nettement réduite dans le 2e profil par rapport au premier.

3) *Comparaison des caractéristiques des horizons supérieurs des lithosols à mor et de la rendzine brunifiée.*

Dans le lithosol à mor, la teneur en saccharase et en amylase exprimée par rapport au C du sol est plus forte que dans la rendzine brunifiée ; par contre, l'activité déshydrogénasique est beaucoup moins importante: cette activité exprimée en µlH/24 H/g de C est de 116 et 29 dans les deux horizons supérieurs des lithosols à mor alors qu'elle atteint 403 et 493 dans la rendzine brunifiée, soit une valeur approximativement 4 à 10 fois plus élevée.

d) *Caractéristiques respirométriques* (tableau V).

1) *Dégagement de gaz carbonique.*

Les dégagements absolus de gaz carbonique, comme les numérations microbiennes, ne présentent d'intérêt que dans le cadre d'une étude portant sur un même type pédologique. Les comparaisons entre les 2 profils (peu épais et épais) des lithosols à mor, montrent un ralentissement de l'activité respiratoire très net dans le deuxième profil.

TABLEAU V

Caractéristiques enzymatiques et respirométriques.

Type de sol	Profil	N°	Profond. en cm	Enzymes 10^{-3} × µM/min/g sol				Activité déshydrogen. µl H/24 h		mg CO_2/g sol	Coefficient min. C
				Saccharase		Amylase					
				Sol	C	Sol	C	g Sol	g C		
Lithosol à mor.	1er profil (profil peu épais)	10	0-8	1 441	2 667	101	187	63	116	10,6	0,62
		11	8-13	922	1 958	115	244	34	72	6,5	0,44
		12	20-25	172	477	57	159	129	358	6,0	0,53
	2e profil (profil épais)	20	0-8	990	1 842	106	196	16	29	10,8	0,64
		21	30-35	898	1 653	101	185	4	6	5,3	0,30
		22	55-70	187	438	67	157	74	174	4,5	0,33
Rendzine brunifiée	Horizons de surface	30	0-8	224	1 115	51	255	81	403	5,8	0,91
		40	0-8	284	1 481	53	274	95	493	6,1	1,01

N. B. — Les teneurs du sol en saccharase et amylase sont exprimées en millièmes d'unités internationales (10^{-3} µM/min) par g de sol ou de carbone. L'activité déshydrogénasique est exprimée en µl H/24 heures par g de sol ou de carbone. Le dégagement de CO_2 est exprimé mg CO_2 par g de sol. Pour la définition du coefficient de minéralisation du carbone, on se reportera au texte.

"Tous droits de propriété intellectuelle réservés. Reproduction, représentation interdites sans autorisation (code de la propriété intellectuelle)".

2) *Coefficient de minéralisation du carbone.*

Le coefficient de minéralisation du carbone baisse régulièrement avec la profondeur dans les deux profils de lithosols à mor. Leur valeur faible en surface (0,62 et 0,64) devient très faible en profondeur (0,53 et 0,33). Dans l'horizon profond, le profil épais présente un coefficient de minéralisation (0,33) encore plus faible que le coefficient de minéralisation homologue du profil peu épais (0,53). La comparaison des horizons supérieurs du lithosol à mor et de la rendzine brunifiée met en évidence un ralentissement considérable de la minéralisation du carbone dans les lithosols à mor.

3. Discussion.

Les résultats obtenus montrent que les lithosols à mor présentent sur le plan biologique deux caractéristiques majeures :

1) *une vitesse très lente de décomposition de la matière organique* ;

2) *une distribution verticale de l'activité biologique de type concave.*

Les résultats obtenus posent, en outre, le problème de la fixation de l'azote dans ces sols. Nous examinerons successivement ces trois points.

a) *Très faible vitesse de décomposition de la matière organique.*

1) *Mise en évidence.*

Trois tests concourent à démontrer la grande lenteur de la décomposition de la matière organique dans les lithosols à mor :

1) *Teneur en saccharase élevée.*

Cette teneur considérable (plus de 1 000 unités de saccharase dans l'horizon supérieur) indique une forte accumulation de matière organique fraîche.

2) *Activité déshydrogénasique faible.*

Cette activité déshydrogénasique de l'ordre de 30 à 120 unités/g de carbone dans les horizons supérieurs est du même ordre que celle que l'on trouve dans les horizons A_0 des podzols (constitués aussi d'humus brut). Signalons, à titre de comparaison, que la rendzine brunifiée étudiée ici présente une activité de 400 à 500 unités/g de carbone.

3) *Coefficient de minéralisation du carbone très faible.*

Le coefficient de minéralisation du carbone est égal ou inférieur à 0,6 : il est donc du même ordre de grandeur que dans l'horizon A_0 des podzols. Dans la rendzine brunifiée étudiée ici, ce coefficient est sensiblement deux fois plus élevé.

2) *Origine de la très faible vitesse de décomposition de la matière organique.*

α) *Dans les horizons superficiels,* la très faible vitesse de décomposition de la matière organique serait due, au moins *pro parte* : 1) à l'acidité des résidus végétaux, 2) à la présence de substances toxiques inhibant partiellement l'activité biologique.

"Tous droits de propriété intellectuelle réservés. Reproduction, représentation interdites sans autorisation (code de la propriété intellectuelle)".

Effectivement, les litières de la formation à Pin à crochets et à Rhododendron ont un pH nettement acide :

Feuilles fraîches de Pin à crochets	4,3
Feuilles fraîches de Rhododendron	5,1
Feuilles fraîches de *Dryas octopetala*	5,6

Cette acidité ralentit certes l'activité biologique, mais elle n'est pas suffisante pour expliquer l'inhibition considérable observée ici. C'est pourquoi nous avons pensé que des toxines d'origine végétales pourraient intervenir. Pour vérifier cette hypothèse, nous avons mesuré l'influence sur le développement d'une souche microbienne test, le *Bacillus* sp. n° 63, d'extraits aqueux à 10 % de feuilles vertes de *Pinus uncinata, Rhododendron ferrugineum, Dryas octopetala* que nous avons comparés à un extrait aqueux de feuilles

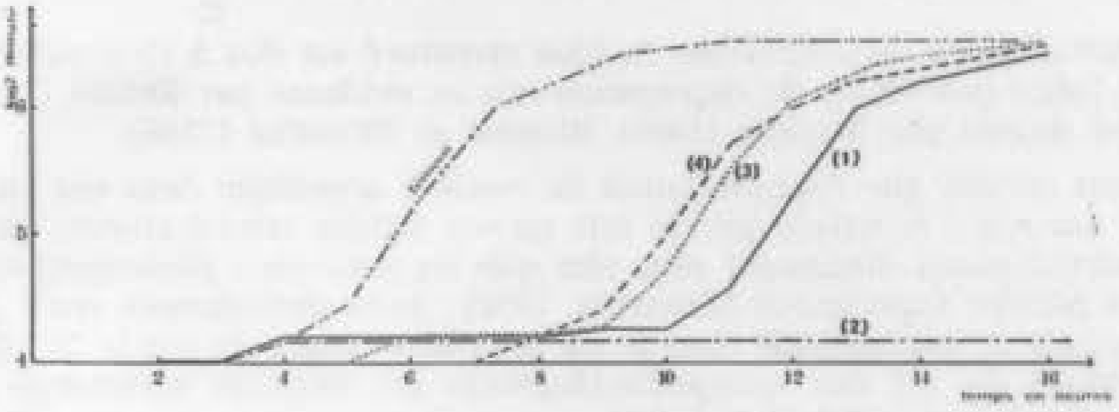

Fig. 2. — Croissance de la souche test (*Bacillus* sp. n° 63) dans un milieu de culture normal (témoin) et dans des milieux de culture identiques, mais où 50 % de l'eau a été remplacée par des extraits aqueux des quatre horizons : 0-10 cm (1), 10-30 cm (2), 30-50 cm (3), 50-60 cm (4) d'un lithosol à humus brut de Corrençon. L'horizon 10-30 cm (2) inhibe complètement la croissance de la souche test.

vertes de *Pinus silvestris.* Alors que l'extrait de *Pinus silvestris* ne fait preuve d'aucune toxicité vis-à-vis de la souche test, les extraits des trois autres plantes caractéristiques du *Lycopodio-Mugetum* s'avèrent être particulièrement inhibiteurs malgré leur concentration relativement faible *. Bien entendu, ces substances toxiques hydrosolubles d'origine végétale sont progressivement dégradées dans le sol. Mais on peut supposer qu'une fraction échappe à la biodégradation, s'infiltre dans le sol avec les eaux de pluie et y induit une certaine toxicité. Pour vérifier cette hypothèse, nous avons effectué une série d'extraits aqueux (60 ml d'eau pour 100 g de sol renfermant déjà en moyenne 300 % d'eau) à partir d'échantillons prélevés au mois de novembre 1966 aux profondeurs suivantes : 0-10 cm, 10-30 cm, 30-50 cm, 50-60 cm. Nous avons comparé (3 répétitions) la croissance de la souche test *Bacillus* sp. n° 63 en présence de ces différents extraits apportés à la dose de 50 % : se sont montrés très légèrement toxiques les extraits des horizons 0-10 cm, 10-30 cm, 30-50 cm et 50-60 cm (latence de 3 heures par rapport au témoin et taux de croissance légèrement réduit) ; est apparu *très toxique,* l'extrait de

* Les résultats de ces recherches sur la toxicité des litières forestières feront l'objet d'une publication ultérieure.

"Tous droits de propriété intellectuelle réservés. Reproduction, représentation interdites sans autorisation (code de la propriété intellectuelle)".

l'horizon 10-30 cm qui inhibe complètement la croissance du *Bacillus* (fig. 2). L'horizon 10-30 cm, où la toxicité est maximale, est précisément celui où l'activité microbiologique est la plus faible. La toxicité qui se manifeste dans le sol — et plus particulièrement dans l'horizon 10-30 cm — pourrait provenir non seulement de l'infiltration de substances d'origine végétale, comme nous venons de le suggérer, mais aussi de synthèses microbiennes *in situ*.

Bien entendu, des recherches plus poussées sont nécessaires pour préciser la nature chimique et le mécanisme d'action de ces substances vis-à-vis de la microflore tellurique.

β) *Dans les horizons profonds*, les substances toxiques d'origine végétale pénètrent difficilement et le ralentissement de l'activité biologique est beaucoup moins marqué. On observe toutefois une certaine stabilisation de la matière organique humifiée que signale un rapport $\frac{C\text{-}CO_2}{C}$ faible. Cette stabilisation nette dans l'horizon A_1 bien structuré est due à l'ion calcium et aussi à l'effet protecteur de l'agrégation mis en évidence par ROVIRA (1957) et confirmé depuis par SEIFERT (1964), WARING et BREMNER (1964).

Il est certain que l'accumulation de matière organique dans ces stations froides est aussi favorisée par le fait qu'aux faibles températures, les activités microbiennes diminuent plus vite que les processus photosynthétiques chez les plantes supérieures (SENSTIUS, 1958) ; cette disharmonie entre l'activité végétale et microbienne dans le sol est encore aggravée par le fait que la température du sol des *Lycopodio-Mugetum* est toujours maintenue à un niveau plus bas que l'air (cf. *infra*).

3) *Epaisseur des profils.*

Là où les apports de litière sont plus abondants — c'est-à-dire dans la zone située en-dessous des Pins à crochets et où les substances toxiques sont apportées au sol en plus grande quantité, la matière organique s'accumule et le profil devient plus épais : c'est le cas du 2e profil caractérisé par une activité biologique réduite.

Par contre, lorsque les apports de litière sont plus discrets et que l'adjonction au sol de substances toxiques freinant l'activité de sa microflore est plus modérée, le profil est réduit : c'est le cas du 1er profil caractérisé par une activité biologique relativement élevée, au moins en surface.

b) *Distribution verticale de type concave.*

La distribution verticale de type concave dans le lithosol à humus brut, s'applique, on l'a vu, à tous les groupes physiologiques de microorganismes étudiés (microflore totale, microflore minéralisant les complexes organo-ferriques, ammonificateurs, *Clostridium* fixateurs d'azote, bactéries nitreuses) ; elle s'applique aussi à l'activité déshydrogénasique et, dans une moindre mesure, au coefficient de minéralisation du carbone. Cette stimulation de l'activité biologique en profondeur peut s'expliquer :

1) par une élévation du pH qui tend à se rapprocher de la neutralité ou même atteindre 8,0 au contact du substrat carbonaté ;

"Tous droits de propriété intellectuelle réservés. Reproduction, représentation interdites sans autorisation (code de la propriété intellectuelle)".

2) par une disparition en profondeur des toxines végétales qui sont biodégradées au fur et à mesure de leur infiltration dans le profil.

Il y a cependant une exception importante à cette règle de distribution concave : elle concerne la saccharase et l'amylase dont la teneur diminue avec la profondeur : la raison en est que ces enzymes sont caractéristiques de formes peu évoluées de la matière organique du sol ; on conçoit très bien qu'en surface la teneur relative du sol en matière organique fraîche peu dégradée soit plus importante qu'en profondeur.

c) *Fixation biologique de l'azote dans les lithosols à mor.*

L'examen des lithosols à humus brut pose au biologiste du sol le problème de l'origine de l'azote dans ces sols dont la teneur est élevée (1,5 % en moyenne). On ne peut ici invoquer la remontée biologique et la concentration de l'azote en surface par la végétation puisque le système racinaire des végétaux est localisé aux horizons organiques, l'écosystème lithosol — végétation étant au point de vue du bilan de l'azote, indépendant du substrat calcique (calcaire urgonien). L'azote, dans ce type particulier de sol, provient donc essentiellement de la fixation biologique : en effet, même si l'on considère qu'il peut y avoir des gains d'azote par apports météoriques, ces gains sont largement compensés par les pertes par lessivage vraisemblablement non négligeables puisque l'azote est nitrifié partiellement à la base du profil, c'est-à-dire là où il est le plus facilement lessivé latéralement.

On doit donc admettre que l'écosystème lithosol à humus brut — *Lycopodio-Mugetum* fixe l'azote atmosphérique.

1) Le *Pinus uncinata* joue vraisemblablement un rôle dans cette fixation comme d'autres *Pinus* dont *Pinus ponderosa* (DICKSON et CROCKER, 1953), *Pinus toeda* (RICHARDS, 1962) sous lesquels on a observé un enrichissement important en azote. Mais on ignore actuellement les mécanismes impliqués dans cette fixation : on ne sait s'il s'agit d'une fixation symbiotique ou non symbiotique.

2) On ne sait si *Dryas octopetala* intervient comme fixateur symbiotique car on n'a pas décelé sur ses racines des nodules comme chez *Dryas drummondii* (STEWART, 1966).

3) En ce qui concerne les microorganismes libres impliqués éventuellement dans la fixation, on soulignera le rôle possible des *Clostridium* dont la densité est parfois élevée (700 000 unités par gramme de sol dans l'horizon supérieur du premier profil). Les *Azotobacter* ne sont pas impliqués puisqu'ils sont absents même dans l'horizon profond à pH voisin de la neutralité.

4) Quant aux champignons mycorhiziens vivant en association avec le *Pinus uncinata*, ils n'ont pas été étudiés, et il est probable que leur rôle soit un rôle indirect (amélioration de l'assimilation de l'azote par la plante) et non un rôle direct de fixation comme cela a été démontré pour *Pinus radiata* (RICHARDS et VOIGT, 1966).

En résumé, la présente étude préliminaire pose le problème de la fixation biologique de l'azote dans les lithosols à mor et démontre l'intérêt qu'il y aurait à entreprendre des recherches sur les mécanismes de fixation biologique dans cet écosystème dont les limites matérielles sont bien définies.

"Tous droits de propriété intellectuelle réservés. Reproduction, représentation interdites sans autorisation (code de la propriété intellectuelle)".

IV. LES DONNEES MICROCLIMATIQUES

1. Généralités.

a) *Méthodes d'étude.*

La station R.C.P. 40 d'étude de la Rhodoraie à Pin à crochets est située au-dessus de Corrençon, près de l'arrivée du télésiège, à 1 850 m d'altitude, exp. NW, pente 20°. Ce sont essentiellement des raisons d'accessibilité en toute saison qui ont guidé notre choix. Le groupement végétal est là assez typique, bien que plus près de sa limite supérieure que de sa limite inférieure. La station est dotée, depuis octobre 1965, de deux triples thermographes sonde à mercure donnant la température de divers niveaux d'un même profil à 0-1 cm, 5 cm, 10 cm, 30 cm de profondeur, et à titre de comparaison à 5 cm en deux autres points. La mise en place des sondes a été faite en dérangeant le moins possible la végétation et le sol ; la précision de ces appareils est de ± 1°. Nous avons obtenu une précision un peu meilleure pour la période hivernale, par étalonnage à 0°, à la fin de la percolation de l'eau de fonte de la neige.

Sous un abri météorologique petit modèle, placé depuis juin 1966, se trouve un thermohygrographe et un évaporimètre Piche. La station est complétée par un pluviomètre Association ; nous limitons l'évaporation de l'eau tombée en y introduisant une petite quantité d'huile bien plus efficace que la glycérine habituellement utilisée. Un lysimètre rudimentaire a aussi été mis en place, destiné à nous indiquer, aussi grossièrement que ce soit (Kohnlein et Oering, 1965), les périodes de percolation du sol. Des blocs de plâtre pour la mesure de l'humidité du sol avec un résistivimètre (méthode Bouyoucos) ont été installés dans le profil ; malheureusement, en raison de leur inertie, ces instruments ne donnent aucun résultat valable pour de tels sols, la plupart du temps assez humides. C'est pourquoi nous préférons prélever chaque semaine, dans les horizons 0-5 cm, 5-10 cm (et parfois dans l'ensemble du profil) des échantillons sur lesquels nous déterminons au laboratoire l'humidité actuelle et l'humidité au pF3. Le rapport humidité actuelle/humidité à pF3, nous donne une bonne valeur comparative. Nous exprimons ici les premiers résultats d'une étude commencée fin octobre 1965.

b) *Le climat de Villard de Lans.*

« La nécessité d'un lien étroit entre l'écologie et l'étude géographique des facteurs du milieu » (Ozenda, 1954), nous invite à esquisser les principales caractéristiques du climat du Vercors, d'après les données de Villard de Lans, la plus ancienne station météorologique. Villard de Lans est situé à 1 023 m d'altitude, non loin de Corrençon ; les précipitations annuelles (y compris l'eau de fonte de la neige) y atteignent 1 256 mm (période 1880-1910), chiffre assez élevé en valeur absolue, mais moyen pour une station préalpine. Fait remarquable, les pluies sont régulièrement réparties sur tous les mois de l'année, avec cependant un très léger déficit pour janvier et juillet. La température est fraîche (6,2° en moyenne), mais les minima ne sont pas excessifs pour une station préalpine.

"Tous droits de propriété intellectuelle réservés. Reproduction, représentation interdites sans autorisation (code de la propriété intellectuelle)".

Le climat de Villard de Lans est donc frais et bien arrosé ; cette tendance va évidemment s'exagérer avec l'altitude, au niveau du groupement étudié.

c) *Les caractéristiques de la période étudiée.*

Les deux caractéristiques de fin 1965 et 1966 sont les fortes précipitations et les fortes températures. Les précipitations ont toujours été plus élevées que la moyenne (surtout en décembre 1965 et en février 1966), sauf en octobre 1965 et plus encore en juin, août et septembre 1966 : deux mois de la période estivale, ont donc été relativement secs, surtout septembre. Les températures ont toujours été plus élevées que la normale (particulièrement février 1966 et septembre 1966), sauf trois mois, mars, juillet et août 1966.

2. **Enneigement** (voir fig. 4).

L'enneigement est extrêmement important à étudier en haute montagne, d'une part sur le plan climatique, puisqu'il intègre les facteurs température, humidité et vent, d'autre part sur le plan pédologique, puisqu'il forme un abri thermique et constitue un réservoir d'humidité, l'eau étant restituée au sol et à la plante au moment de la fonte.

La durée de l'enneigement de la Rhodoraie à Pin à crochets est de l'ordre de 6-7 mois ; c'est-à-dire qu'il est fort pour l'étage subalpin, mais moyen pour l'ubac du subalpin. La station étudiée jouit d'un enneigement un peu moins long (d'environ une douzaine de jours) que d'autres stations plus abritées du même groupement. Le début de l'enneigement est très variable suivant les années : fin octobre, novembre, décembre ; la fin est au contraire assez régulière, autour du 20 mai.

3. **La température du sol.**

Deux traits caractérisent la température du sol de la Rhodoraie à Pin à crochets : sa faiblesse et la modération des amplitudes.

a) *La faiblesse de la température du sol en été.*

On la constatera facilement en regardant la fig. 3. Elle est liée à plusieurs causes :

1) *L'altitude :* On sait qu'une élévation de 100 m abaisse d'environ 0,55° la température de l'air. Nous avons montré ailleurs (Faure et Gilot, 1967), par comparaison avec une station montagnarde placée sur la même pente d'ubac, que cette loi semble assez valable aussi pour les sols examinés. Ceci paraît en contradiction avec d'autres observations (Maurer, 1916) selon lesquelles les sols subalpins sont plus chauds que la moyenne calculée, à cause de l'intensité des radiations solaires. Cette contradiction n'est qu'apparente, nos observations portant sur un groupement précis, fermé et en exposition NW, qui précisément intercepte la plupart des radiations.

2) *La position en ubac du groupement qui constitue une formation fermée.*

C'est là un point important ; il se manifeste surtout par le fait que le sol s'échauffe peu pendant les heures chaudes. Pallmann et Frei (1943) ont bien montré dans le Parc National Suisse que, pendant la période de végétation, dans les formations forestières subalpines d'adret, le sol à 10 cm

"Tous droits de propriété intellectuelle réservés. Reproduction, représentation interdites sans autorisation (code de la propriété intellectuelle)".

est plus chaud que l'air, alors qu'il est plus froid que l'air dans les groupements d'ubac. BARTOLI (1966) a même trouvé que la température du sol à 2 cm, dans une Cembraie d'ubac (en Maurienne) est inférieure à celle de l'air.

Nos premières observations, sur la température de l'air dans notre groupement montrent qu'elle est analogue et même souvent plus élevée en été que la température de la surface du sol ; cela proviendrait :

— de l'absence de radiations solaires directes sur le sol (rôle d'écran, joué par les Pins, les Rhododendrons, etc.) ;
— de l'évaporation du niveau du sol toujours humide ;
— par un phénomène classique d'inversion de température (voir GEIGER, 1965).

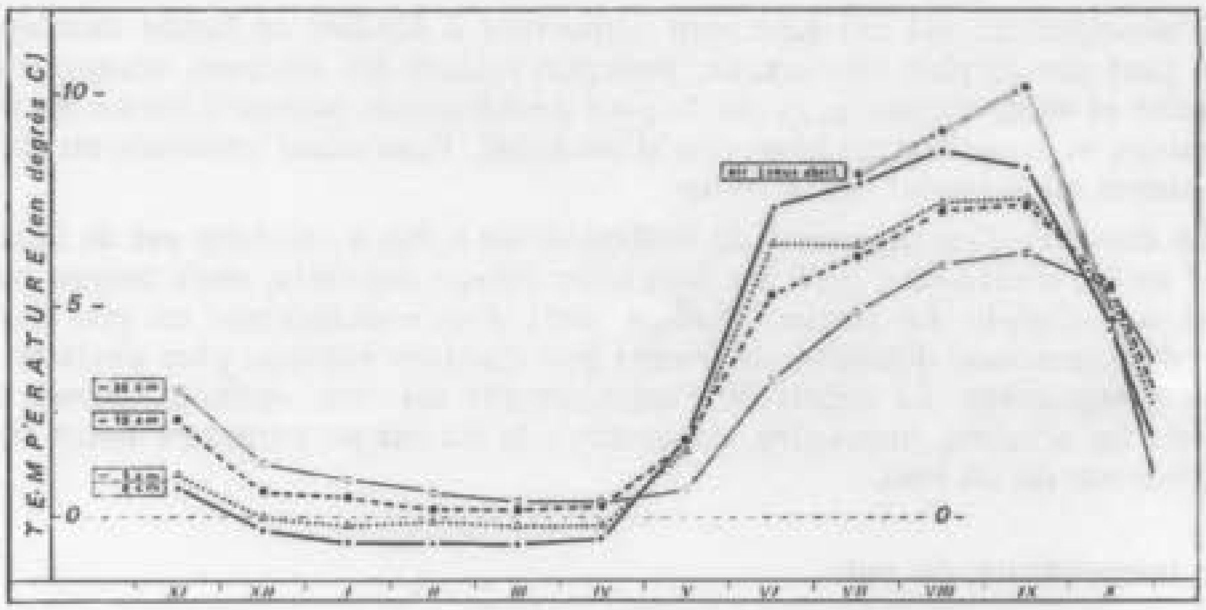

FIG. 3. — Moyennes thermiques mensuelles dans le *Lycopodio-Mugetum*, sous abri, à la surface du sol, à 5 cm, 10 cm, 30 cm de profondeur (années fin 1965 et 1966).

Si on regarde la température à 5 ou 10 cm de profondeur, la fraîcheur du sol par rapport à l'air est encore plus évidente ; et les parties aériennes des végétaux, par journée ensoleillée, s'échauffent plus encore que l'air.

Avec J. L. RICHARD, nous pensons que le microclimat froid du sol est très important pour l'établissement du groupement végétal étudié et de son sol ; mais plus important encore est la *disharmonie constatée entre la température du sol et celle de l'air* (ou de la partie aérienne des végétaux) ; ceci expliquerait une synthèse de matière végétale plus importante que la dégradation par les microorganismes, la localisation en ubac du groupement et la labilité de l'humus, à la suite de la suppression des arbres (ceci est encore plus net en exposition W ou E qu'en exposition N).

Cette disharmonie entre température de l'air et du sol est particulièrement bien illustrée par le cas de certains éboulis, restant toujours gelés en profondeur, bien que situés au niveau de l'étage montagnard. Il en existe en Chartreuse (BARTOLI, 1962), en Dévoluy (GOBERT), dans le Jura suisse, où il a été très bien étudié par J.L. RICHARD. Ces stations froides sont là encore occupées par le *Lycopodio-Mugetum* ; la raison de la faible température du sol paraît provenir d'une cause

"Tous droits de propriété intellectuelle réservés. Reproduction, représentation interdites sans autorisation (code de la propriété intellectuelle)".

physique (évaporation) liée à la nature et à la disposition de l'éboulis ; J. L. RICHARD y a noté des différences considérables entre la température du sol à 1 m 60 de profondeur et la température superficielle, pouvant aller jusqu'à 44° ; la différence entre la température du sol à 10 cm de profondeur, et celle de l'air variant entre 5°,1 et 11°,5.

b) *La modération relative des amplitudes thermiques* (fig. 4).

L'amplitude annuelle est modérée par le manteau de neige protégeant le sol pendant l'hiver ; pendant l'hiver 1965-1966, le sol n'a pratiquement pas gelé, si ce n'est très occasionnellement, sur des surfaces limitées et sur quelques centimètres d'épaisseur. Il n'en est certainement pas toujours ainsi (hivers à enneigement tardif) ; mais la température du sol ne doit en aucun cas s'abaisser énormément. L'été, au contraire, le sol s'échauffe relativement peu.

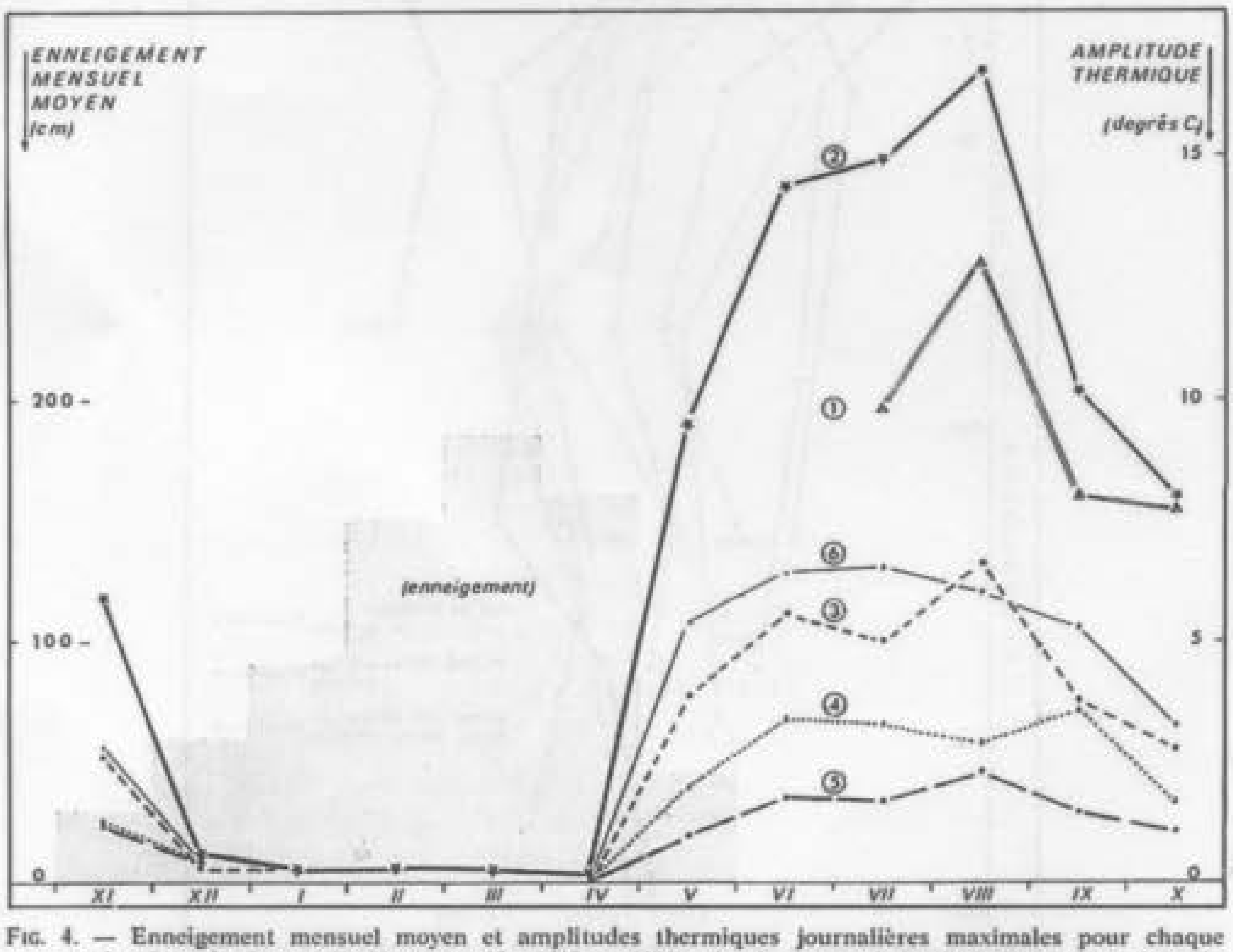

FIG. 4. — Enneigement mensuel moyen et amplitudes thermiques journalières maximales pour chaque mois, dans le *Lycopodio-Mugetum* (fin 1965 et 1966) ; 1, air, sous abri ; 2, à la surface du sol ; 3, à 5 cm de profondeur ; 4 et 5, à 5 cm de profondeur, au niveau d'autres profils de la même station ; 6, à 5 cm de profondeur, dans une station voisine moins forestière (lande à *Vaccinium uliginosum* et *Arctostaphylos alpina*).

L'amplitude journalière est considérablement diminuée par la protection du tapis végétal ; c'est pour cela qu'elle est assez variable d'un point à un autre.

La faiblesse des amplitudes thermiques distingue donc la Rhodoraie à Pin à crochets, que nous étudions, des autres groupements subalpins, puis-

"Tous droits de propriété intellectuelle réservés. Reproduction, représentation interdites sans autorisation (code de la propriété intellectuelle)".

que le climat subalpin est réputé très contrasté ; de ce point de vue, le microclimat de ce groupement se rapprocherait un peu de celui de l'Aunaie étudiée par L. RICHARD.

4. L'humidité du sol.

L'étage subalpin est caractérisé par une forte pluviosité, mais par ailleurs, la sécheresse de l'air y est élevée pendant les jours de beau temps : il peut donc y exister des sols très souvent saturés d'eau, des sols souvent très secs, ou surtout des sols présentant alternativement ces deux excès.

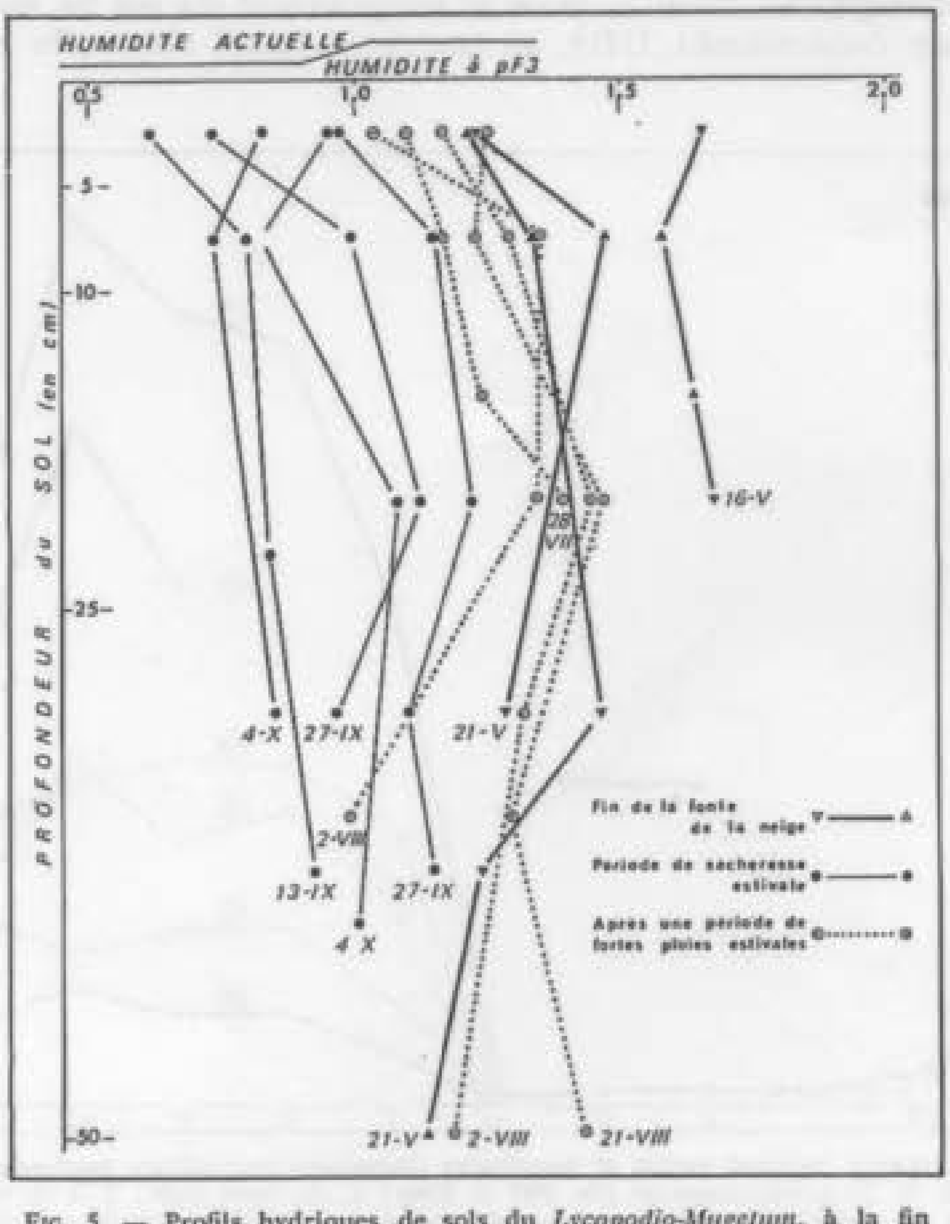

FIG. 5. — Profils hydriques de sols du *Lycopodio-Mugetum*, à la fin des périodes de forte humidité et à une période de sécheresse (en 1966).

Notre première approche de l'étude du *Lycopodio-Mugetum* sur lapiaz nous a montré qu'il est particulièrement protégé contre chacun de ces excès (voir fig. 5).

D'une façon schématique, la marche de l'humidité du sol pendant l'année peut être décomposée en trois parties :

"Tous droits de propriété intellectuelle réservés. Reproduction, représentation interdites sans autorisation (code de la propriété intellectuelle)"

— La saison hivernale, où le sol généralement non gelé, est maintenu au voisinage de l'humidité équivalente.

— La saison printanière de fonte des neiges.

— La saison estivale et automnale, où les plus fortes variations d'humidité sont observées.

1° *Les périodes d'humidité maximale.*

Ce sont les époques de percolation, que nous avons notées à trois reprises en 1966 : surtout à la fonte des neiges (fin avril-début mai), mais aussi en juillet, sous l'effet de fortes pluies, et au début de novembre, au moment de la fonte brutale d'une couche de neige déjà épaisse.

Même à ces périodes d'humidité maximale, le sol n'est jamais saturé d'eau, ni superficiellement, ni en profondeur. Le rapport humidité actuelle/humidité à pF3, ne dépasse pas 1,7 ; encore, ce record n'a-t-il été atteint qu'exceptionnellement. Par ailleurs, nous n'avons jamais observé de ruissellement à la surface du sol ; cela est dû à la nature spongieuse de l'humus et au fait que le calcaire urgonien, extrêmement diaclasé, offre de nombreux passages à l'eau : les lithosols à humus brut du Vercors sont donc toujours caractérisés par un drainage excellent.

2° *Les périodes de sécheresse maximale.*

Elles sont brèves ; rares sont les semaines où le sol ne reçoit pas au moins 4 mm d'eau (seulement 6 semaines non consécutives pour l'été 1966, de mai à novembre).

L'humidité actuelle s'abaisse peu en-dessous de l'humidité au pF3 ; nous ne l'avons observé en 1966 que vers la mi-juin et pendant le mois de septembre et début octobre (il nous manque les données de fin août). De toute façon, le rapport, humidité actuelle/humidité au pF 3, ne s'abaisse pas en-dessous de 0,5 et exceptionnellement en-dessous de 0,7.

La comparaison effectuée avec une *rendzine brunifiée* d'une Hêtraie-Sapinière avec Epicéas située à même exposition, en contre-bas, montre que le *lithosol à humus brut sur calcaire* est encore mieux approvisionné en eau que la rendzine brunifiée.

En résumé on peut considérer que, parmi les groupements végétaux subalpins, dont le microclimat présente souvent des caractères excessifs, la Rhodoraie à Pin à crochets correspond à un biotope relativement peu contrasté, tant du point de vue des amplitudes thermiques que de l'humidité du sol. La protection est assurée par la position topographique, mais aussi par l'écran formé par la végétation elle-même, la nature physique du sol et la forte pluviosité estivale. Ces divers facteurs tendent aussi au rafraîchissement du sol, dont la température, plus basse que celle de l'air, pendant la saison de végétation, semble être un facteur déterminant pour l'existence de cette association et de sa pédogenèse particulière.

"Tous droits de propriété intellectuelle réservés. Reproduction, représentation interdites sans autorisation (code de la propriété intellectuelle)".

CONCLUSION

Dans le Vercors, les lithosols à humus brut sont toujours liés aux *Lycopodio-Mugetum* (Rhodoraies à Pin à crochets) et aux *Asplenio-Piceetum*, ces deux formations caractérisant le climax des expositions fraîches de l'étage subalpin moyen ou inférieur.

La présente étude du lithosol calcaire à humus brut de la station R.C.P. 40 de Corrençon nous a permis d'apporter quelques éclaircissements sur la morphologie et la genèse de ce type pédologique bien particulier :

a) Le lithosol à humus brut, comme l'a déjà remarqué J.L. RICHARD (1961), se forme toujours sur calcaire compact qui, dans le Vercors, est le calcaire urgonien. L'horizon de transition A_1 compris, d'une part, entre l'horizon à humus brut (A_0) qui constitue presque l'ensemble du sol et dont l'épaisseur est parfois considérable (50 à 80 cm) et, d'autre part, la dalle de calcaire urgonien, est souvent très peu épais (quelques cm), parfois inexistant. L'action du substrat calcaire (il est difficile d'employer ici l'expression de roche-mère) sur le sol lui-même est très réduite, car le drainage intense active le lessivage vertical ou oblique des ions minéraux ramenés en surface par le cycle biologique.

b) Les Pins et les Rhododendrons jouent un rôle décisif dans l'accumulation de cet humus en ralentissant les processus biologiques de minéralisation de la matière organique :

1) par un effet d'écran qui abaisse la température du sol,

2) par la libération, dans la litière, de *toxines* inhibitrices de l'activité microbienne.

Souhaitons que dans l'aménagement du futur Parc Régional du Vercors, les lithosols à humus brut, présentant un si grand intérêt biologique, puissent être particulièrement préservés.

SUMMARY

The soil of the R.C.P. 40 subalpine station of Corrençon (Isère, France) is a typical example of raw humus calcareous lithosol. In the French Extern Alps and specially in the Vercors region, this soil type is often associated with the *Lycopodio-Mugetum* (*Pinus uncinata* forest with *Rhododendron ferrugineum* underwood) which is a climatic formation of the medium subalpine stage on fresh slopes.

The raw humus calcareous soil is made up by a thick layer of very acid raw humus which lies on a very hard urgonian calcareous stone pavement (lapiaz). The very important accumulation of organic matter is believed to result from :

1) the microclimate which is specially cold in summer ;

2) the toxic substances coming from the Pine and Rhododendron litter, which are leached into the soil and which slow down the microbial activity in parts of the profile.

"Tous droits de propriété intellectuelle réservés. Reproduction, représentation interdites sans autorisation (code de la propriété intellectuelle)".

3) The absence of influence of the underlying calcareous stone on the soil above it.

The nitrogen of the raw humus lithosol has no other origin but a biological one; it is not known whether it comes from free or symbiotic microbial fixation. The pedological and microbiological study of this soil is completed by phytosociological and microclimatic outlines.

ZUSAMMENFASSUNG

Der Boden der subalpinen Station der R.C.P. 40 in Corrençon ist ein typisches Beispiel eines Kalkskelettbodens mit Rohhumusauflage. Im Vercors (französische Randalpen) ist dieser Bodentyp oft an das *Lycopodio-Mugetum* (Wald von *Pinus uncinata* mit viel *Rhododendron ferrugineum*) gebunden, welches die Klimaxgesellschaft der mittleren subalpinen Stufe (1700-1900 m) in frischen Lagen darstellt. Er besteht aus einer mächtigen, sehr sauren Rohhumusauflage über einer Bank sehr harten Urgonien-Kalkes. Die beträchtliche Anhäufung organischen Material ist :

1) auf die Tatsache zurückzuführen, dass der Kalk wegen seiner Kompaktheit praktisch den darüber liegenden Boden nicht beeinflusst,

2) auf das im Sommer aussergewöhnlich rauhe Mikroklima,

3) auf den Gehalt der Streu von *Pinus* und *Rhododendron* an giftigen, teilweise gegen Bio-Degradation sehr widerstandsfähigen Substanzen, welche in den Boden eindringen und in einem Teil des Profils die biologische Aktivität beträchtlich verlangsamen.

Der Stickstoffgehalt dieses Bodens kann nur biologischen Ursprungs sein, aber es ist noch unbekannt, ob es sich um eine Fixierung durch freie oder symbiontische Mikroorganismen handelt. Die pedologische und mikrobiologische Studie wird durch eine kurze pflanzensoziologische Skizze und durch einige mikroklimatologische Daten vervollständigt.

BIBLIOGRAPHIE

BARTOLI (Ch.), 1962. — Première note sur les associations forestières du massif de la Grande-Chartreuse. *An. Ecole Nat. Eaux et Forêts*, **19**, 3: 354-377.

BARTOLI (Ch.), 1966. — Etudes écologiques sur les associations forestières de la Haute-Maurienne. Nancy, 321 pp.

BAUZON (D.) et DOMMERGUES (Y.), 1967. — Caractérisation enzymatique des humus forestiers (en préparation).

BRAUN-BLANQUET (J.), PALLMANN (H.) und BACH (R.), 1954. — Pflanzensoziologische und Bodenkundliche untersuchungen im Schweizerischen Nationalpark und seinen nachbargebieten. II. Vegetation und Boden der Wald- und zwergstrauchgesellschaften *(Vaccinio-Piceetalia)* Liestal.

CADEL (G.) et GILOT (J. C.), 1963. — Feuille de Briançon. *Documents pour la Carte de la Végétation des Alpes, Grenoble*, 91-140.

CASIDA (L. E.), KLEIN (D. A.) and SANTORO (T.), 1964. — Soil dehydrogenase activity. *Soil Science*, **98**, 6: 371-376.

DELAMARE-DEBOUTTEVILLE (Cl.) et VANNIER (G.), 1966. — La recherche coopérative sur programme en écologie du sol ou R.C.P. 40. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **3**, 4: 523-531.

DICKSON (B. A.) and CROCKER (R. L.), 1953. — A chronosequence of soils and vegetation near Mt. Shasta, California. II. The development of the forest floors and the carbon and nitrogen profiles of the soils. *J. Soil Sci.*, **4**: 142-154.

"Tous droits de propriété intellectuelle réservés. Reproduction, représentation interdites sans autorisation (code de la propriété intellectuelle)".

DOMMERGUES (Y.), 1960. — La notion de coefficient de minéralisation du carbone dans les sols. *Agron. trop.*, **15**: 54-60.

DOMMERGUES (Y.) et DUCHAUFOUR (Ph.), 1965. — Etude comparative de la dégradation biologique des complexes organo-ferriques dans quelques types de sols. *Science du Sol*, **1**: 43-59.

DOMMERGUES (Y.) et DUCHAUFOUR (Ph.), 1966. — Caractérisations pédologiques et microbiologiques des stations Lorraines. R.C.P. 40. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **3**, 4: 533-547.

DUCHAUFOUR (Ph.), 1957. — Pédologie. Tableaux descriptifs et analytiques des sols. *Ecole Nationale des Eaux et Forêts*, Nancy, 87 pp.

DUCHAUFOUR (Ph.), 1959. — La dynamique du sol forestier en climat atlantique. *Presses univ.* Laval, Québec, 72 pp.

DUCHAUFOUR (Ph.) et JACQUIN (F.), 1963. — Recherche d'une méthode d'extraction et de fractionnement des composés humiques contrôlés par l'électrophorèse. *Ann. Agron.*, **14**, 6: 885-918.

DUCHAUFOUR (Ph.), 1965. — Précis de Pédologie. *Edit. Masson*, Paris, 481 pp.

DUCHAUFOUR (Ph.), 1966. — Le problème du climax et l'évolution des sols. *Oecologia Plantarum*, **1**: 165-174.

FAURE (Ch.) et GILOT (J. Cl.), 1967. — Feuille de Vif, étages subalpin et alpin. *Documents pour la carte de la Végétation des Alpes*, vol. V, Grenoble.

GEIGER (R.), 1965. — The climate near the ground. Cambridge (Massachusetts), 611 pp.

HOFMANN (E.) und SEEGERER (A.), 1951. — Die Enzyme in Boden als Faktoren seiner Fruchtbarkeit. *Naturwissensch.*, **38**: 141-142.

JACKSON (M. L.), 1960. — Soil chemical analysis. *Prentice-Hall inc. Englewood Cliffs, N.J.*

KNOWLES (R.), 1965. — The significance of nonsymbiotic nitrogen fixation. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, **29**, 2: 223.

KOHNLEIN (J.) und OERING (M.), 1965. — Zur Problematik der Wasserbewegung im Ackerkrumen-Lysimetern. *Zeitschrift für Pflanzenernärung, Düngung, Bodenkunde*, **109**, 1: 1-17.

KOZLOV (K. A.) and MIKHAILOVA (E. N.), 1965. — Dehydrogenase activity of some east siberian soils. *Pochvovedenie*, **2**: 58-63.

LENHARD (G.), 1962). — Estimation of the available plant nutrients in the soil by the dehydrogenase activity. *Z. Pflanzenernähr, Düngung, Bodenkunde*, **99**: 182-190.

LENHARD (G.), 1966. — The dehydrogenase activity for the study of soils and river deposits. *Soil Science*, **101**, 5: 400-402.

MAURER (E.), 1916. — Bodentemperatur und Sonnerstrahlung in den Schweizer Alpen. *Meteorolog. Zeitschrift*, **5**: Braunschweig.

MEIKLEJOHN (J.), 1962. — Microbiology of the nitrogen cycle in some Ghana soils. *Empire Journ. of Exper. Agric.*, **30**, 118: 115-126.

MEIKLEJOHN (J.), 1965. — Microbiological studies on large termite mounds. *Rhod. Zamb. Mal. J. abric.*, **3**: 67-79.

MOOR (M.), 1954. — Fichtenwälder im Schweizer-Jura. *Vegetatio*, **56**: 542-552.

OZENDA (P.), 1954. — La température, facteur de répartition de la végétation en montagne. Les régions écologiques du globe, 295-312.

"Tous droits de propriété intellectuelle réservés. Reproduction, représentation interdites sans autorisation (code de la propriété intellectuelle)".

PALLMANN (H.) und FREI (E.), 1943. — Betrag zur Kenntnis der Locaklimate einiger kennzeichnender Waldgesellschaften der Schweiz. Nationalparkes. *Résultats des Rech. scient. au Parc National suisse,* **1**, 10.

PALLMANN (H.), RICHARD (F.) und BACH (R.), 1949. — Ueber die Zusammenarbeit von Bodenkunde und Pflanzensoziologie. *Union Intern. des Instituts de Recherches forestières,* 10e Congrès, Zurich, 57-95.

POCHON (J.) et TARDIEUX (P.), 1962. — Techniques d'analyse en microbiologie du sol. *Editions de la Tourelle,* Paris.

RICHARD (J. L.), 1961. — Les forêts acidophiles du Jura. Berne, 164 pp.

RICHARD (J. L.), 1966. — Les forêts naturelles d'Epicéas et de Pins de montagne du Jura. *Bull. Soc. Neuchâteloise des Sc. Nat.,* Neuchâtel, **89**: 101-112.

RICHARD (L.), 1966. — L'aune vert : relations entre la répartition, la biologie et l'écologie d'une espèce subalpine et de son groupement. *Thèse d'Etat,* 365 pp., 18 tabl. (sous presse).

RICHARDS (B. N.), 1962. — Increased supply of soil nitrogen brought about by *Pinus. Ecology,* **43**: 538-541.

RICHARDS (B. N.) and VOIGT (G. K.), 1964. — Role of mycorrhiza in nitrogen fixation. *Nature,* London, **201**: 310-311.

ROSS (D. J.), 1965. — A seasonal study of oxygen uptake of some pasture soils and activities of enzymes hydrolysing sucrose and starch. *J. of Soil Sci.,* **16**, 1: 73-85.

ROSS (D. J.), 1966. — A survey of activities of enzymes hydrolysing sucrose and starch in soils under pasture. *Soil Science,* **17**, 1: 1-15.

ROUX (D.), 1962. — Le climat à Villars-de-Lans *(D.E.S. Université de Grenoble,* 39 pp. dactyl.). *In lit.*

SCHAEFER (R.), 1963. — L'activité déshydrogénasique comme mesure de l'activité biologique globale des sols. *Ann. Inst. Pasteur,* **105**, 2: 326-331.

SENSTIUS (M. W.), 1958. — Climax forms of rock-weathering. *Ann. scientist.,* **46**: 355-367.

STEVENSON (G.), 1959. — Fixation of nitrogen by non-nodulated seed plants. *Ann. bot. N.S.,* **23**: 622-635.

STEVENSON (I. L.), 1959. — Deshydrogenase activity. *Canad. Journ. Microbiol.,* **5**: 229-235.

WARING (S. A.) and BREMNER (J. M.), 1964. — Effect of soil mesh-size on the estimation of mineralizable nitrogen in soils. *Nature,* London, **202**: 1141.

ZÖTTL (H.), 1965. — Zur Entwicklung der Rendzinen in der subalpinen stufe. *Z. für düng. Bodenkunde,* **110**, 2: 109-126.

"Tous droits de propriété intellectuelle réservés. Reproduction, représentation interdites sans autorisation (code de la propriété intellectuelle)".